数理解析研究所講究録 1309 巻 2003 年 140-145

Qualitative V-L Stability and Qualitative Permanence for Lotka-Volterra Equations

齋藤 保久[†] 今 隆助
(Yasuhisa Saito) (Ryusuke Kon)
静岡大学工学部 (Department of Systems Engineering, Shizuoka University)

ヨーゼフ ホッフバウアー
(Josef Hofbauer)
ウィーン大学数学科 (Institut für Mathematik, Universität Wien)

1. Qualitative V-L Stability

n 次元 Lotka-Volterra 方程式

$$x_i' = x_i \left(r_i + \sum_{j=1}^{n} a_{ij} x_j \right), \quad x_i(0) > 0, \quad i = 1, 2, \cdots, n \tag{1}$$

を考える．任意のベクトルを v としたとき，$v > 0$ と書けば「v の全ての成分が正」を，$v \geq 0$ と書けば「v の全ての成分が 0 以上」を意味すると約束しておく．

(1) の係数行列 (a_{ij}) を A と表そう．A が *Volterra-Liapunov* 安定 (略して V-L 安定) であるとは，$DA + A^t D$ が負定値となるような対角行列 $D = diag(d_1, \cdots, d_n)$; $d_i > 0$, $i = 1, \cdots, n$ が存在するときをいう．A の V-L 安定性と方程式 (1) の解の大域的性質との関係について，次の定理が知られている:

Proposition 1 ([3])

A が V-L 安定である

$\Longrightarrow$ 各 $(r_1, r_2, \cdots, r_n)$ に対して (1) は大域的漸近安定な点 $x^* \geq 0$ を持つ．

[†]The research was financially supported by the Sasakawa Scientific Research Grant from The Japan Science Society.

この定理により，A が V-L 安定であれば (1) の解の大域的漸近挙動は完全に分類できてしまう．したがって問題は「A が V-L 安定であるための必要十分条件は何か？」である．この問題は１９８０年代から活発に取り組まれているが，未だ解答を得ない．ある制限下なら「A が V-L 安定であるための必要十分条件は $-A$ が P 行列である」(cf. [2]) という，言わば行列 A の "構造的" な必要十分条件は見つけられたが，一般の場合では得られていない．応用のしやすさを意識して，行列 A の成分 a_{ij} の言葉で書かれる "パラメータ的" な必要十分条件を得ようとするならば，それは絶望的に難しい問題となる．

そこで，**定性的 V-L 安定**という概念を導入する．行列 A が**定性的に** V-L 安定 (*qualitatively V-L stable*) とは，$\operatorname{sign} b_{ij} = \operatorname{sign} a_{ij}$ なる全ての行列 $B = (b_{ij})$ が V-L 安定であるときをいう．行列 A の V-L 安定性だけでなく，A の成分と同じ符号パターンをもつ全ての行列の V-L 安定性まで考察するのである．このことは，Proposition 1 により，A の成分 a_{ij} の値を無視して a_{ij} の符号だけで方程式 (1) の解の大域的性質を捉えようとする研究視点を与える．

このような研究視点には二つの立場が考えられる．一つは生物学的立場．多種類の生物がコミュニティーを形成しているとき，観察者は種間関係 (共生，競争，食う・食われる等) や相互作用の程度・影響を知りたい．ところが生物個体同士が，どの程度の相互作用を受けて生きているか (相互作用の "量") を知ることは難しい．一方，各個体間がどんな関係にあるか (相互作用の "質") を知るのは，相互作用の "量" に比べ容易である．それならば，とりあえず相互作用の "量" は無視し，"質" だけに着目する．種間関係だけで，コミュニティーの個体群動態を知ろうとする立場である．

もう一つは数学的立場．前で述べたように，行列 A が V-L 安定であるための "パラメータ的" 必要十分条件を見つけることは絶望的に難しい．その理由は，おそらく "パラメータ的" 条件は成分 a_{ij} の値や符号に関する複雑な関係式になっていて，それを explicit に表すことが非常に困難だからであろう．そこで，成分 a_{ij} の符号 (+, 0, −) のみ着目する．これは，a_{ij} の量的な情報を排除して，A の V-L 安定性を保証する a_{ij} の質的な情報をキャッチしようという立場である．

実際，行列 A が定性的 V-L 安定である必要十分条件は次の様に得られる:

Theorem 1

A が定性的に V-L 安定である $\iff$ (i) $a_{ii} < 0 \; (i = 1, \cdots, n)$,
(ii) $a_{ij}a_{ji} \leq 0 \; (i \neq j;\ i, j = 1, \cdots, n)$,
(iii) 長さ 3 以上のサイクルを持たない．

相異なる添え字 $i_1, i_2, \cdots, i_k$ が存在して $a_{i_1 i_2} a_{i_2 i_3} \cdots a_{i_k i_1} \neq 0$ が成立するとき，A **は長さ** k **のサイクルを持つ**という．したがって条件 (iii) は，$k \geq 3$ に対し，任意の相異なる添え字 $i_1, i_2, \cdots, i_k$ に対して $a_{i_1 i_2} a_{i_2 i_3} \cdots a_{i_k i_1} = 0$ が成り立つことを意味する．

Theorem 1から，行列Aが定性的にV-L安定であることを保証する種間関係は，食う・食われる関係のみであることがわかる (cf. 条件 (ii)).

2. Qualitative Permanence — Part I

方程式(1)がただ一つの内部平衡点$x^* > 0$をもつと仮定しよう．このときProposition 1により，x^*は大域的漸近安定である．これは，n種類の生物が十分な時間がたてば定常状態x^*のごく近辺で共存していることを意味する．しかしながら，共存の意味合いをより生物学的に考えるなら，x^*の大域的漸近安定性はきつすぎる．x^*に漸近しなくても，絶滅しない (= 共存) 場合もあるからである．そこで，方程式 (1) のパーマネンス (*permanence*) を考えよう．(1) がパーマネント (*permanent*) であるとは，あるコンパクト領域$D \subset intR^n_+$が存在し，十分時間がたてば (1) の全ての解がDの中に留まることを言う．この定義によりパーマネンスは，全ての解が終局的にはR^n_+の境界から離れて存在することを保証するため，より生物学的な観点から共存状態を表現している．そればかりでなく，パーマネンスは数学的にも興味深い問題を与え，現在まで多くのホットな話題を提供している (cf. [1]).

種間関係のみに注目して，方程式 (1) のパーマネンスを考察しよう．**定性的パーマネンス**という概念である．(1) が**定性的に**パーマネント (*qualitatively permanent*) であるとは，$\operatorname{sign} b_{ij} = \operatorname{sign} a_{ij}$ なる行列$B = (b_{ij})$に対し，

$$x_i' = x_i \left(r_i + \sum_{j=1}^{n} b_{ij} x_j \right), \quad x_i(0) > 0, \quad i = 1, 2, \cdots, n \tag{2}$$

がパーマネントであるときをいう．方程式 (1) のパーマネンスだけでなく，Aの成分と同じ符号パターンの係数行列をもつ全ての方程式 (2) のパーマネンスまで考察するのである．我々は次の結果を得た:

Theorem 2

方程式 (1) がただ1つの内部平衡点を持ち，$a_{ii} < 0 \ (i = 1, \cdots, n)$ とする．このとき，(1) が定性的にパーマネントであるならば

(I) $a_{ij} a_{ji} \le 0 \ (i \ne j;\ i, j = 1, \cdots, n)$,

(II) $a_{i_1 i_2} a_{i_2 i_3} \cdots a_{i_k i_1} \le 0 \ (i_1, \cdots i_k : distinct,\ k = 3, \cdots, n)$

が成り立つ．

Theorem 2 は，(1) が定性的にパーマネントであるための必要条件である．必要十分条件ではない．しかしながら$n = 4$のとき，Theorem 2 の条件を満たし，かつ (1) を定性的にパーマネントにする係数行列Aの構造を見つけることができる．これは次

稿 (今&ホッフバウアー) で触れている (cf. 定理 9). また条件 (II) において，全ての k (≥ 3) に対し等号が成立しているとき，Theorem 1 により行列 A は定性的に V-L 安定となる.

Theorem 2 の条件 (I), (II) が必要十分条件でないことは，次の例からわかる. 3 次元 Lotka-Volterra 微分方程式

$$\begin{aligned} x_1' &= x_1(1 - x_1 - 3x_2) \\ x_2' &= x_2(1 + x_1 - x_2 - 3x_3) \\ x_3' &= x_3(1 - 3x_1 + x_2 - x_3) \end{aligned} \tag{3}$$

を考えよう. 内部平衡点は $(\frac{5}{17}, \frac{4}{17}, \frac{6}{17})$. 係数行列は

$$\begin{pmatrix} -1 & -3 & 0 \\ 1 & -1 & -3 \\ -3 & 1 & -1 \end{pmatrix}$$

なので，Theorem 2 の条件 (I), (II) を満たす. ところが今の場合，ヘテロクリニックサイクル Γ: $(1,0,0) \to (0,1,0) \to (0,0,1) \to (1,0,0)$ が存在し，しかも Γ は吸収的 (cf. [Hofbauer and Sigmund] の本). よって方程式 (3) はパーマネントでない. この例は，係数行列 A が

$$\begin{pmatrix} - & - & 0 \\ + & - & - \\ - & + & - \end{pmatrix}$$

という符号パターンであるとき (条件 (I), (II) は満たしている!)，対応する Lotka-Volterra 方程式は定性的にパーマネントになり得ないことを示している.

(1) の定性的パーマネンスを保証する十分条件を得るためには，上で述べた状況を取り除く，つまり，境界と共通部分をもつようなヘテロクリニックサイクルが存在し得ない条件を考えなければならない.

3. Qualitative Permanence — Part II

Theorem 2 では，$a_{ii} < 0$ $(i = 1, \cdots, n)$ を前提としている. 本節では，この前提条件をはずすことを試みる. 次の例を見てみよう.

2 次元 Lotka-Volterra 微分方程式

$$\begin{aligned} x' &= x(r_1 + ax + by) \\ y' &= y(r_2 + cx) \end{aligned} \tag{4}$$

を考える．ここで $a \leq 0, b > 0, c < 0$ であり，(4) はただ一つの内部平衡点 (x^*, y^*) をもつと仮定しておく．リヤプノフ関数を

$$V(x,y) = -c\left(x - x^* - x^* \log\frac{x}{x^*}\right) + b\left(y - y^* - y^* \log\frac{y}{y^*}\right)$$

と定めると，(4) の解に沿った微分は

$$\dot{V}_{(4)}(x,y) = -ac(x - x^*)^2 \leq 0$$

となる．$a < 0$ のときは，ラサールの不変原理により (x^*, y^*) は大域的漸近安定となることがいえる．さらに，(4) は定性的にパーマネントであることがいえる (内部平衡点が大域的漸近安定ならば系はパーマネントとなることに注意)．しかし $a = 0$ のときは，(4) はパーマネントではない (勿論，定性的パーマネントでもない)．実際，$\dot{V}_{(4)}(x,y) = 0$ となり，全ての解 $(x(t), y(t))$ は閉軌道 $V(x,y) = V(x(0), y(0))$ 上に存在するから．

方程式 (4) の係数行列は

$$\begin{pmatrix} a & b \\ c & 0 \end{pmatrix}$$

である．この行列は定性的に V-L 安定でない (cf. Theorem 1(i))．しかし $a < 0$ であれば，定性的にパーマネントであることを上の例は示している．同時に，$a_{ii} = 0$ が全ての i で成立してしまうと，定性的パーマネンスは保証されないことも示唆している．

以上の状況を踏まえて，我々は次の定理が成り立つのではないかと予想している:

Conjecture

方程式 (1) が定性的にパーマネントであるための必要十分条件は，次の 5 つの条件

(i) $a_{ii} \leq 0 \ (i = 1, \cdots, n)$ かつ $\sum_{i=1}^{n} a_{ii}^2 \neq 0$,

(ii) $a_{ij}a_{ji} \leq 0 \ (i \neq j;\ i, j = 1, \cdots, n)$,

(iii) $a_{i_1 i_2} a_{i_2 i_3} \cdots a_{i_k i_1} \leq 0 \ (i_1, \cdots i_k : distinct,\ k \geq 3)$,

(iv) $\det(-A) > 0$,

(v) 境界 ∂R_+^n と交わるようなヘテロクリニックサイクルは存在しない

が成立することである．

4. Future[2] Work

方程式 (1) がただ一つの内部平衡点 x^* をもつと仮定すると，次の関係が成立する:

A が定性的 V-L 安定 $\Rightarrow$ x^* は定性的大域的漸近安定 $\Rightarrow$ (1) は定性的パーマネント．

Proposition 1 では, A が定性的 V-L 安定であるための必要十分条件を得ている. 上述の Conjecture を解決すれば, 上図式の両端 (A の定性的 V-L 安定性および (1) の定性的パーマネンス) の必要十分条件が得られることになる. Conjecture を解決した暁には, A の定性的 V-L 安定性と (1) の定性的パーマネンスの中間体である, x^* の定性的大域的漸近安定性に関する必要十分条件の導出を考えていきたい.

References

[1] J. Hofbauer and K. Sigmund, *Evolutionary Games and Population Dynamics*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, United Kingdom, 1998.

[2] Y. Takeuchi, N. Adachi and H. Tokumaru, Global stability of ecosystems of the generalized Volterra type, *Math. Biosci.* **42** (1978) 119–136.

[3] Y. Takeuchi and N. Adachi, The existence of globally stable equilibria of ecosystems of the generalized Volterra type, *J. Math. Biol.* **10** (1980), 401–415.